ECOLOGÍA

Caldasia 26(1) 2004: 111-124

DISPERSIÓN PRIMARIA DIURNA DE SEMILLAS DE *DACRYODES CHIMANTENSIS* Y *PROTIUM PANICULATUM* (BURSERACEAE) EN UN BOSQUE DE TIERRA FIRME DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

Primary diurnal seed dispersal of *Dacryodes chimantensis* and *Protium paniculatum* (Burseraceae) in a terra firme forest of the Colombian Amazon

MARÍA CAROLINA ROZO-MORA

Carrera de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. Fundación Tropenbos-Colombia, Carrera 21 Nro. 39-35, Bogotá, Colombia. rozomora@yahoo.com

ÁNGELA PARRADO-ROSSELLI

Institute of Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), Universiteit van Amsterdam, Kruislaan 319, 1096 SM Amsterdam, The Netherlands. Fundación Tropenbos-Colombia, Carrera 21 Nro. 39-35, Bogotá, Colombia.

RESUMEN

Estudiamos la dispersión primaria diurna de las semillas de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* (Burseraceae) en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana. Desde diciembre de 1999 hasta junio de 2000 registramos las visitas de frugívoros, la remoción de frutos y la dispersión primaria de semillas de cinco individuos por especie. Encontramos que *D. chimantensis* presenta en promedio una mayor altura, DAP, área de proyección de la copa y mayores cosechas que *P. paniculatum.* El porcentaje del valor promedio de frutos maduros de *D. chimantensis* osciló entre el 3 y el 21% del tamaño de la cosecha durante toda la estación de frutos, mientras que este porcentaje en *P. paniculatum* varió entre el 1 y 15%. Observamos actividad frugívora diurna en cuatro de los cinco individuos de *D. chimantensis* estudiados, mientras que en los individuos de *P. paniculatum* no se presentó frugivoría diurna. Únicamente *Amazona festiva* y *A. amazonica* consumieron frutos de *D. chimantensis* y removieron en promedio 1.8 % de los frutos por árbol, pero no alejaron semillas viables del parental (dispersión primaria). En las trampas ubicadas bajo el área de la proyección de la copa sobre el suelo, encontramos que el número de frutos probados, intactos y dañados por frugívoros fue similar para las dos especies. Las cosechas pequeñas, el número reducido de frutos maduros y las bajas tasas de reducción de la cosecha, sumado a las pocas visitas diurnas, la baja remoción y dispersión primaria diurna de semillas por parte de los frugívoros, sugieren que estas dos especies tuvieron una dispersión limitada**.** Discutimos si la dispersión por animales puede estar modelando la abundancia y los patrones de distribución espacial de estas especies.

Palabras clave. *Amazona,* Amazonia colombiana, Burseraceae, dispersión de semillas, Medio Río Caquetá.

ABSTRACT

Primary seed dispersal of *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* (Burseraceae) was studied in a terra firme forest of the Colombian Amazonia. From December 1999 to June 2000 we recorded frugivore visits, fruit removal and primary seed dispersal in 5 individuals per species. Mean tree height, area of canopy projection, DBH and fruit crop sizes of *D. chimantensis* were larger than in *P. paniculatum*. During the fruiting period of *D. chimantensis* mean percentage of ripe fruits relative to the fruit crop size ranged between 3 and 21%, while percentage of ripe fruits of *P. paniculatum* ranged between 1 y 15%. Diurnal frugivore activity was observed in 4 of the 5 individuals of *D. chimantensis*, while no diurnal frugivory was observed in the *P. paniculatum* individuals. Only *Amazona festiva* and *A. amazonica* consumed fruits of *D. chimantensis*. They removed an average of 1.8 % fruits per tree, but they did not carry away viable seeds of any tree (primary seed dispersal). In the traps located under the area of canopy projection, the number of intact fruits, tasted and damaged by animals was similar for both species. The small fruit crop sizes, the low number of ripe fruits and the low rate of crop reduction, together with the low number of diurnal visits, fruit removal and primary diurnal seed dispersal by frugivores suggest that these two species might be dispersal limited. Whether seed dispersal by animals might be shaping the abundance and spatial distribution patterns in the forest of these tree species is discussed.

Key words. *Amazona*, Burseraceae, Colombian Amazon, seed dispersal, Middle Caquetá river.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es considerada como uno de los procesos claves que determinan la estructura espacial de las poblaciones de plantas (Hubbell 1979, Schupp 1993, Nathan & Muller-Landau 2000, Bleher & Böhning-Gaese 2001). En los bosques bajos tropicales el papel de los animales en la dispersión de semillas puede ser crítico en las dinámicas de reclutamiento de las plantas (Janzen 1970, Connell 1971, Hubbell 1979, Loiselle & Blake 1999, Bleher & Böhning-Gaese 2001, Jordano & Schupp 2000), puesto que más del 70 % de las plantas poseen frutos adaptados para el consumo animal (Frankie *et al*. 1974, Gentry 1982, Howe & Smallwood 1982, Foster *et al*.1986, Howe & Westley 1988). La dispersión de semillas por animales incluye una serie de eventos que van desde la remoción de frutos; el transporte de semillas viables lejos de la copa del parental (dispersión primaria), la remoción de semillas de ubicaciones posteriores (dispersión secundaria), la depredación y los patrones de deposición de las semillas (Schupp 1993, Nathan & Muller-Landau 2000, Wenny 2000b, Parrado-Rosselli *et al*. 2002). Cada uno de estos eventos afecta la supervivencia y el establecimiento de las semillas y las plántulas, (Janzen 1970, Connell 1971, Howe & Smallwood 1982, Howe & Westley 1988).

En el presente trabajo evaluamos la dispersión primaria de las semillas de *Dacryodes chimantensis* Steyermark & Maguire (1967) y *Protium paniculatum* Engler (1942), dos especies de burseráceas comunes en los bosques de tierra firme de la Amazonia colombiana, con frutos adaptados para la dispersión por animales, y cuyos adultos están distribuidos de forma agregada en el bosque (Parrado-Rosselli, datos no publ.). Diferentes autores sostienen que los frugívoros pueden modelar la abundancia y los patrones de distribución espacial de las plantas en una población (Loiselle & Blake 1999, Jordano

& Schupp 2000). Entonces, con base en el patrón de distribución agregado de estas especies, esperamos observar pocas visitas, una baja remoción de frutos y una limitada dispersión primaria de semillas por parte de los animales que consumen los frutos de las especies seleccionadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la comunidad indígena Nonuya de Peña Roja (0°34'S y 72°08'W), localizada en la región del Medio Río Caquetá, departamento del Amazonas, Colombia. Según el sistema de zonas de vida de Holdridge *et al.* (1971) la región se clasifica como bosque húmedo tropical (bh-T). El área de estudio es un bosque de tierra firme del plano sedimentario Terciario (Duivenvoorden & Lips 1993). La temperatura media anual es 25.7°C y la precipitación promedio 3060 mm por año. Aunque no se presenta una marcada estación seca (meses con precipitación menor a 100 mm) las lluvias decrecen entre diciembre y febrero, mientras que los niveles más altos se presentan entre abril y junio.

Especies en estudio

D. chimantensis y *P. paniculatum* son árboles de dosel dioicos que fructifican cada dos años de diciembre a junio, con un pico de maduración alrededor de mayo. Los frutos de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* son drupas, con olor fuerte a trementina y por lo general con una sola semilla. Los frutos y semillas de *D. chimantensis* son elipsoides y de mayor tamaño, peso y porcentaje de pulpa que los frutos ovoides de *P. paniculatum* (Tabla 1). Los frutos de las dos especies poseen una cubierta delgada y pulpa carnosa. Los frutos de *D. chimantensis* maduran de verde - amarillo a negro lustroso, son indehiscentes y la pulpa es verde, mientras que los frutos de *P. paniculatum* mantienen el color verde hasta la madurez, son dehiscentes y el color del arilo es blanco.

Datos preliminares sobre la distribución espacial de los adultos según el Índice de Eberhardt (Krebs 1989) indican que el patrón es agregado (*D. chimantensis* Ie = 1.55; *P. paniculatum* Ie = 1.32; Parrado-Rosselli, datos no publ.). En la región, los frutos de *D. chimantensis* son consumidos por las comunidades indígenas, y la resina de *P. paniculatum* es utilizada como incienso y como medicina para enfermedades respiratorias.

Registro de los datos

Desde diciembre de 1999 hasta junio de 2000, estudiamos las visitas de frugívoros, la remoción de frutos y la dispersión primaria diurna de semillas de cinco individuos de *D. chimantensis* y cinco de *P. Paniculatum*. Los individuos se escogieron al azar en transectos previamente establecidos. Para caracterizar los frutos de las especies estudiadas utilizamos una muestra de 50 frutos y semillas por especie escogidas al azar. El tamaño de los frutos y de

Tabla 1. Características de los frutos de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana basadas en 50 frutos y semillas por especie. Promedio y desviación estándar del tamaño del fruto y la semilla. El grosor de la cubierta se clasificó como delgada (< 1mm), media (1-5 mm) y gruesa (> 5mm).

Especie	Características del fruto						Características de la semilla			
	Dehiscencia	Cubierta	Tamaño (cm)		Peso (g)		Pulpa		Tamaño (cm)	
			Largo	Ancho	Fresco	Seco	Tipo	%	Largo	Ancho
Dacryodes chimantensis	No	córnea delgada	2.6 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.6 ± 0.2	0.6 ± 0.3	oleosa	28	2.2 ± 0.3	1.3 ± 0.1
Protium paniculatum	Si	coriácea delgada	1.6 ± 0.3	1.6 ± 0.3	1.4 ± 0.3	0.2 ± 0.0	jugosa	19	1.5 ± 0.0	1.4 ± 0.1

las semillas se midió con un calibrador de exactitud 0.01mm y se consideró tanto el largo como el ancho de los frutos y de las semillas. El peso fresco y seco de los frutos se obtuvo con una balanza de exactitud 0.01 g. El porcentaje de pulpa se calculó como la diferencia entre el largo del fruto y el largo de la semilla. También describimos el tipo de pulpa (*e.g.* jugosa, oleosa, carnosa) y el grosor de la cubierta del fruto. Se recolectaron muestras botánicas de cada uno de los individuos estudiados, las cuales se determinaron en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH).

Registramos el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura y el área de la proyección de la copa sobre el suelo de cada individuo. El tamaño inicial y la reducción de la cosecha se realizaron por conteos directos desde el dosel, técnica considerada como una de las más exactas para estimar la cantidad de frutos (Blake *et al.* 1990, Chapman *et al.* 1992, Zhang & Wang 1995), esto sugiere que se estima el número de frutos aproximado al inicio de la fructificación. Para calcular el tamaño inicial de la cosecha, dividimos la copa de cada individuo entre 8 a 14 áreas, según su tamaño. En tres de estas áreas seleccionadas al azar, contamos el número de frutos maduros e inmaduros. El promedio de los frutos encontrados en estas tres áreas se multiplicó por el total de áreas de la copa (Parrado-Rosselli *et al.* 2002). La reducción del tamaño de la cosecha y el cambio del número de frutos maduros e inmaduros a lo largo del tiempo se obtuvo por medio de conteos periódicos (cada 10 días) en las mismas áreas seleccionadas, hasta el final de la fructificación. La pendiente de la regresión lineal entre el tiempo y el número de frutos totales contados cada diez días se consideró como la tasa de reducción de la cosecha (Parrado-Rosselli *et al.* 2002). Por medio de regresiones lineales, también obtuvimos la tasa de cambio del número de frutos maduros a lo largo del tiempo.

Frugivoría y actividad animal

Las observaciones se realizaron a nivel del dosel desde árboles cercanos al árbol focal, las cuales proveen datos más exactos acerca de la frugivoría y la dispersión primaria de semillas que las observaciones realizadas desde el suelo (Munn & Loiselle 1995, Parrado-Rosselli *et al.* 2002). Para las observaciones se utilizaron binóculos (7X 35 mm) y el acceso al dosel se hizo por medio de técnicas de cuerda simple. Realizamos un total de 202 horas de observación para *D. chimantensis* y 133 para *P. paniculatum*. Cada individuo de *D. chimantensis* se observó entre 40 - 41 horas en total, y cada individuo de *P. paniculatum* entre 24 - 26 horas. Los individuos de las dos especies se observaron cinco horas por día durante diferentes intervalos entre las 06**:**00 y las 18**:**00 horas, alternando entre un individuo y otro cada día. No realizamos observaciones durante los días lluviosos. Con base en Parrado-Rosselli *et al.* (2002) utilizamos dos métodos para evaluar la actividad animal en los árboles en estudio: a través un barrido de la copa cada 15 minutos, anotamos las especies de animales en el árbol y el número de individuos por especie. Realizamos muestreos focales (Martin & Bateson 1986) para registrar el comportamiento alimentario de los frugívoros como la duración de la visita, el número de frutos removidos, botados y dañados (Parrado-Rosselli *et al.* 2002). La identificación de las especies de frugívoros se realizó con base en Hilty & Brown (1986) y Emmons & Feer (1990).

Trampas de frutos

Con el fin de complementar las observaciones de frugivoría y remoción de frutos, utilizamos trampas de frutos de 1m^2 instaladas bajo la copa de cada uno de los individuos estudiados. Ubicamos las trampas de forma que cubrieran el 6% del área de la proyección de la copa sobre el suelo (Howe 1982), por lo que el número de trampas varió de dos a seis.

Así se estimó el número de frutos que se caen por factores adicionales a la frugivoría diurna registrada a nivel del dosel, como viento, precipitación y otros frugívoros diurnos y nocturnos no observados. Las trampas se revisaron cada cinco días desde el inicio hasta el final de la fructificación. Los frutos que cayeron dentro de las trampas se clasificaron como intactos (verdes y maduros), probados (residuos de pulpa o solo la semilla) y dañados (semillas depredadas). En el caso de los frutos probados y dañados, se intentó determinar el tipo de depredador (*e.g.* larvas, roedores, aves). En cada muestreo se removieron los frutos y semillas con el fin de excluirlos del siguiente registro.

Análisis de la información

Utilizamos el coeficiente de correlación por rangos de Spearman para establecer relaciones del tamaño inicial de la cosecha y las características estructurales de los árboles, así como para establecer si el tamaño de la cosecha y la producción de frutos estaban relacionadas con la reducción de frutos y con las visitas y la remoción de frutos por parte de frugívoros. Utilizamos análisis de Kruskal-Wallis para comparar el comportamiento de maduración de frutos entre los individuos de cada especie. Se realizó la prueba de Mann-Whitney para evaluar si existían diferencias significativas entre el número de frutos intactos, probados y dañados de *D. chimantensis* y *P. paniculatum*. Todos los análisis se realizaron con base en Zar (1984).

RESULTADOS

En general, los árboles de *D. chimantensis* son de mayor porte que los árboles de *P. paniculatum* (Tabla 2). *D. chimantensis* presenta en promedio una mayor altura, DAP, área de proyección de la copa y mayores cosechas que *P. paniculatum*. El tamaño inicial de la cosecha de *D. chimantensis* estuvo positivamente correlacionado con el DAP (coeficiente de correlación por rangos de Spearman $r_s = 0.90$, $N = 5$, $P < 0.05$) y con el área de la proyección de la copa sobre el suelo ($r_s = 0.90$, $N = 5$, $P < 0.05$). El tamaño de la cosecha, sin embargo, no presentó relación con la altura del árbol ($r_s = 0.76$, $N = 5$, $P > 0.05$). En *P. paniculatum* no se presentaron relaciones significativas del tamaño inicial de la cosecha con la altura, el DAP, ni con la proyección de la copa ($r_s = - 0.42$, $r_s = -0.30$ y $r_s = 0.6$, $N = 5$, $P > 0.05$ respectivamente).

Fructificación y reducción de las cosechas de *D. chimantensis* y *P. paniculatum*

Durante el periodo de fructificación estudiado (diciembre 1999 - junio 2000) el porcentaje del valor promedio de frutos maduros de *D. chimantensis*, osciló entre el 3 y el 21% del tamaño de la cosecha (Figura 1). El mayor porcentaje promedio de frutos maduros de *D. chimantensis* se presentó en abril. No encontramos diferencias significativas en la producción de frutos maduros entre los individuos de *D. chimantensis* (Análisis de Kruskal-Wallis $H = 7.0$, $N = 42$, $K = 5$, $P < 0.05$).

Tabla 2. Características de los árboles de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana. Promedio y desviación estándar. Basados en cinco individuos por especie.

Especie	Altura (m)	DAP (cm)	Área de la proyección de la copa sobre el suelo (m^2)	Tamaño inicial de la cosecha (No. frutos)
D. chimantensis	17.2 ± 1.8	29.5 ± 10.8	74 ± 30.2	216 - 5012
P. paniculatum	15.6 ± 0.7	17.2 ± 1.9	49.8 ± 5.3	330 - 2200

Durante la fructificación de *P. paniculatum*, que ocurrió desde diciembre hasta abril, el porcentaje del valor promedio de frutos maduros varió entre el 1 y 15% (Figura 1). Los porcentajes más altos de frutos maduros se registraron en febrero y en marzo. No se encontraron diferencias en el porcentaje de frutos maduros entre los individuos de *P. paniculatum* ($H = 8.39$, $N = 25$, $K = 5$, $P < 0.05$).

La reducción de la cosecha de los individuos de *D. chimantensis* varió de 2 a 35 frutos/día (X = 15 ± 5 frutos/día), mientras que en *P. paniculatum* la reducción osciló entre 2 a 16 frutos/día (X = 6 ± 1 frutos/día). Encontramos que la reducción de frutos de *D. chimantensis* estuvo positivamente correlacionada con la cantidad de frutos maduros en el árbol ($r_s = 0.60$, $N = 13$, $P < 0.05$), pero no con el tamaño inicial de la cosecha ($r_s = 0.88$, $N = 5$, $P > 0.05$). La reducción de frutos de *P. paniculatum* estuvo positivamente correlacionada tanto con el tamaño inicial de la cosecha ($r_s = 0.98$, $N = 5$, $P < 0.05$) como con la cantidad de frutos maduros en el árbol ($r_s = 0.61$, $N = 11$, $P = 0.05$).

Frugivoría y remoción diurna de frutos

Observamos actividad frugívora diurna en 4 de los 5 individuos de *D. chimantensis* estudiados. Seis especies de aves visitaron los árboles de *D. chimantensis* (Tabla 3). La especie que mayor número de registros presentó (8) fue *Amazona festiva* (Psittacidae). Sólo *A. amazonica* y *A. festiva* consumieron frutos de *D. chimantensis*. En contraste, no se observaron visitas diurnas de vertebrados frugívoros o no frugívoros en ninguno de los individuos de *P. paniculatum*.

Los frugívoros diurnos que se alimentaron de los frutos de *D. chimantensis* (*i.e. A. festiva* y *A. amazonica*) removieron en promedio 16 ± 5 frutos por árbol (1.8 %) (*A. festiva* 7 frutos; *A.*

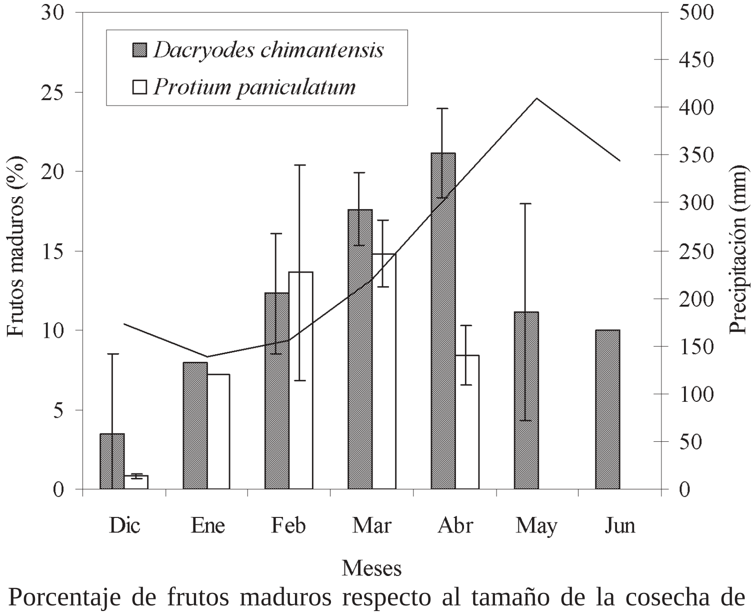

Figura 1. Porcentaje de frutos maduros respecto al tamaño de la cosecha de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana. Porcentajes basados en cinco individuos por especie. Precipitación promedio mensual (1986-1990) representada por una línea delgada continua. Las figuras se realizaron con base en registros semanales; la fructificación de *D. chimantensis* finalizó la primera semana de junio por lo que no se presenta desviación estándar.

amazonica 9 frutos). La remoción de frutos de *D. chimantensis* por frugívoros diurnos estuvo positivamente correlacionada con la proporción de frutos maduros en el árbol (r_s = 0.85, N = 5, $P < 0.05$). No se encontró relación alguna entre el número de frugívoros/semana y el porcentaje de frutos maduros/semana (r_s = 0.24, N = 8, P >0.05), ni entre el tamaño inicial de la cosecha y el número total de frugívoros durante el tiempo de observación (r_s = 0.88, N = 4, P > 0.05). *A. festiva y A. amazonica* no dispersaron semillas de *D. chimantensis*. *A. festiva* botó bajo la copa de los árboles el 33 % de las semillas removidas y dañó el 67 %. *A. amazonica* botó el 18 % y dañó el 82 %. Las visitas de *A. amazonica* duraron de 4.1 + 1.8 min (de 1.50 – 5.50 min) y la tasa de alimentación 1.27 + 0.4 frutos/min (de 0 - 2 frutos/min). La duración de la visita para *A. festiva* fue 3.1 + 1.2 min (de 1.3 - 5 min)y la tasa de alimentación 1.64 + 0.52 frutos/min (de 0 a 2 frutos/min).

Trampas

En las trampas ubicadas bajo el área de la proyección de la copa sobre el suelo, encontramos que para *D. chimantensis* el 43.0 % del total de los frutos encontrados estaban probados por vertebrados (psitácidos, roedores y primates). El porcentaje de frutos intactos fue 35.8% y el 21.2 % fueron frutos con semillas depredadas (Figura 2). De estas últimas 6.8 % fueron depredadas por aves (loros), el 4.7 % por larvas de invertebrados no identificados taxonómicamente y el 9.7 % por roedores. Respecto a *P. paniculatum* encontramos que el 39.0% de los frutos encontrados en las trampas estaban probados por psitácidos, roedores, primates y hormigas, y el 41.7 % estaban intactos. Del porcentaje de semillas dañadas (19.3%), 7.5 % estaban dañadas por insectos, mientras que el 11.7 % fueron dañadas por vertebrados. El número de frutos probados e intactos y el número de semillas dañadas encontrados en las trampas fue similar para las dos especies (Mann-Whitney $U_{5,5}$ = 13, $P < 0.05$, $U_{5,5}$ = 5, $P < 0.05$, $U_{5,5}$ = 20, P = 0.05, respectivamente). En ninguna de las dos especies se encontró una relación significativa entre el número de frutos probados en las trampas y el tamaño de la cosecha (*D. chimantensis* r_s = 0.8, N = 5, P > 0.05; *P. paniculatum* r_s = 0.56, N = 5, P > 0.05).

DISCUSIÓN

Los resultados encontrados en el presente estudio sugieren que *D. chimantensis* y *P. paniculatum* son especies con una limitada

Tabla 3. Aves diurnas observadas a nivel del dosel en *Dacryodes chimantensis* en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana. Número de visitas y número de frutos removidos en cinco individuos; promedio de frutos removidos por árbol en paréntesis (N = 4); nombres científicos y orden de las especies basados en Hilty & Brown (1986).

Frugívoros		*Dacryodes chimantensis*	
Familia	Especies	No. visitas	No. frutos removidos
Psittacidae	**Amazona festiva*	8	26 (7)
	**Amazona amazonica*	6	35 (9)
Ramphastidae	*Ramphastos cuvieri*	1	0
Picidae	*Celeus elegans*	1	0
Thamnophilidae	*Myrmotherula* cf. *multiostrata*	1	0
Coerebidae	*Cyanerpes caeruleus*	2	0
	TOTAL	19	61

* Predadores (según Snow, 1981)

dispersión de semillas. Aunque *D. chimantensis* presentó frugivoría diurna en contraste con *P. paniculatum*, ésta fue muy baja en comparación con estudios sobre la frugivoría y la remoción de frutos de diferentes especies de árboles tropicales (Howe 1982, Böhning-Gaese *et al.* 1995, Bleher & Böhning-Gaese 2001, Parrado-Rosselli *et al.* 2002) y con estudios que reportan los géneros *Dacryodes* y *Protium* en las dietas de frugívoros tropicales (Gautier-Hion *et al.* 1985, Defler & Defler 1996, Stevenson *et al.* 2000, Stevenson *et al.* 2002). Además, las únicas especies de frugívoros registradas fueron *A. festiva* y *A. amazonica,* las cuales no alejaron semillas de ninguno de los parentales y dañaron una gran proporción de las mismas.

El tamaño de la cosecha y los patrones de fructificación son características que también imponen limitaciones a la dispersión de semillas. *D. chimantensis* y *P. paniculatum* presentaron cosechas pequeñas, con una baja proporción de frutos maduros que nunca superó el 21 % del tamaño de la cosecha. Los bajos picos de producción de frutos maduros de *D. chimantensis* y *P. paniculatum*, coincidieron con el mayor número de especies en fruto en el bosque, que ocurre desde finales de la estación seca hasta mediados de la estación de lluvias (Prieto 2001, Castaño 2003). Por lo tanto, durante la fructificación de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* se encontraron en fruto especies que pudieron ser más atractivas para los frugívoros como

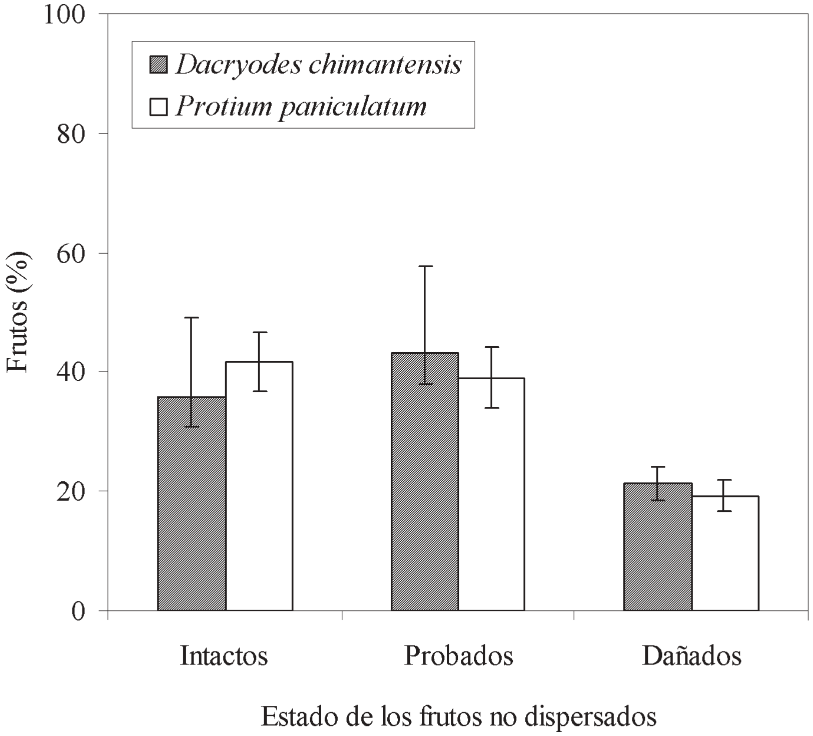

Figura 2. Porcentaje del valor promedio de frutos intactos, probados y dañados (no dispersados) de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, respecto al total de frutos encontrados en las trampas ubicadas bajo la proyección de la copa en un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana; porcentajes basados en cinco individuos por especie.

Protium altsonii, *P. pilosum*, *P. polybotryum* y *Clusia* spp., las cuales presentaron un alto número de individuos en fruto en el bosque y cosechas de mayor tamaño (Prieto 2001). Por consiguiente, la escasa oferta de frutos maduros de las dos especies en estudio durante toda su estación de fructificación en relación con la alta oferta de frutos en el bosque, podría explicar el limitado número de frugívoros diurnos. Además, estudios preliminares sobre la fauna en la zona de estudio, señalan que la densidad de animales en los bosques del plano sedimentario Terciario es baja en comparación con otros ecosistemas aledaños (Cuadros 1993, Sarmiento 1998).

Por lo tanto, ante la gran oferta de frutos en el bosque, los animales disponibles tenderían a buscar otras especies con mayores cosechas, las cuales son más visibles y tienden a ser mas preferidas por los frugívoros que aquellas con cosechas pequeñas, particularmente durante los periodos de gran oferta de frutos en el bosque (Snow 1971, Howe & Estabrook 1977, Nathan & Muller-Landau 2000). Aunque en la zona de estudio la caza es la forma más común para la consecución de proteína animal por las comunidades indígenas, no creemos que esta altere de manera significativa la dispersión primaria diurna de semillas de estas especies, puesto que los bosques del plano sedimentario Terciario son muy poco utilizados para esta labor y el consumo de aves es casual (Sarmiento 1998). Es más, algunos estudios sostienen que la cacería ocasional no necesariamente conlleva a la extinción de especies ni a la alteración de las interacciones planta animal, sino que puede ser concebida como una forma de mantenimiento de las especies (Winterhalder & Lu 1997, Roldan & Simonetti 2001), particularmente en esta zona donde la cacería de autoconsumo es una actividad milenaria (Sarmiento 1998).

Una limitada dispersión primaria diurna de semillas no necesariamente implica la ausencia de dispersión. Por ejemplo, los frutos probados y dañados de *P. paniculatum* encontrados en las trampas sugieren que el mayor consumo de frutos ocurre durante la noche por murciélagos y mamíferos no voladores, los cuales estarían probablemente alejando del parental algún porcentaje de semillas. Sin embargo, creemos que este porcentaje no es muy alto debido a la baja tasa de reducción de la cosecha a lo largo del periodo de estudio. El síndrome de dispersión de esta especie respalda nuestros hallazgos, pues el color del fruto, el blanco del arilo, su aroma distintivo y los patrones de fructificación parecen ser característicos para la diseminación por murciélagos (Heithaus *et al.* 1975, Fleming 1979, Howe 1982, Van der Pijl 1982, Korine *et al.* 2000). Además algunos estudios han reportado el consumo de diferentes especies del género *Protium* por parte de murciélagos y mamíferos arbóreos no voladores (Brooks *et al.* 1997, Stevenson *et al.* 2002, Miller & Miller 2003).

Adicionalmente, otro potencial dispersor nocturno de dicha especie podría ser el guácharo (*Steatornis caripensis)* debido a sus hábitos frugívoros nocturnos y sus migraciones gregarias estacionales entre hábitats en busca de alimento (Hilty & Brown 1986). Aunque en *P. paniculatum* no se presentó frugivoría diurna y la tasa de reducción de frutos fue menor que la de *D. chimantensis*, los porcentajes y las marcas de los frutos probados y dañados encontrados en las trampas sugieren que la cantidad de frutos removidos de las dos especies por animales es similar y que comparten visitantes frugívoros como primates, roedores, aves y hormigas.

Probablemente, los eventos efectivos de dispersión primaria diurna de las semillas de estas dos especies suceden durante las visitas ocasionales, accidentales o aleatorias de frugívoros. Por ejemplo, durante observaciones casuales anotamos el consumo de frutos por parte de las aves *Penelope jacquacu*, *Pionites melanocephala* y *Ramphastos cuvieri*, y de los primates *Saguinus fuscicollis*. Estos últimos también se observaron consumiendo frutos de *P. paniculatum*. La presencia del observador en las copas de los árboles pudo haber alterado las visitas de frugívoros. Aunque este suceso parece no ocurrir con las aves (Parrado-Rosselli *et al.* 2002), si notamos que la presencia del observador afectaba a los primates, quienes respondían cambiando sus rutas de forrageo y sus tasas de alimentación.

Las visitas esporádicas de los frugívoros podrían tener efectos positivos en la dispersión primaria de semillas, ya que al depositar un bajo número de semillas por agregado fecal lejos de las fuentes, disminuye el riesgo de depredación y por ende las probabilidades de germinación aumentan (Jordano 1992, Wenny 2000a). Tampoco se debe descartar que los loros puedan contribuir en la dispersión de semillas, pues observaciones personales y reportes en la literatura indican que los loros sí alejan las semillas de algunas especies de plantas de la cercanía del parental por ingestión o transporte accidental (Böhning-Gaese *et al.* 1995, Böhning-Gaese *et al.* 1999, Bleher & Böhning- Gaese 2001, Parrado-Rosselli *et al.* 2002). No obstante, el comportamiento de los animales y su papel como dispersores y/o depredadores varia de una especie a otra. Un mayor número de árboles por especie, observaciones nocturnas y una caracterización detallada de la sombra de semillas serían fundamentales para complementar estas ideas.

A pesar de la limitada dispersión diurna de sus semillas, *D. chimantensis* y *P. paniculatum* podrían verse beneficiadas por los patrones de fructificación. Las dos especies fructificaron desde la época seca (diciembre) hasta la estación de lluvias, lo que parece coincidir con condiciones climáticas apropiadas tanto para la germinación de sus semillas, como para la dehiscencia de los frutos de *P. paniculatum* (Garwood 1982, Gautier-Hion 1990). La mayor cantidad de frutos maduros de *P. paniculatum* se encontró durante el final de la estación seca, cuando las condiciones atmosféricas tienden a favorecer la desecación de las paredes externas del fruto (Gautier-Hion 1990). Las drupas carnosas indehiscentes de *D. chimantensis* tienden a madurar en el pico de la estación de lluvias, lo que favorecería a la germinación de sus semillas (Garwood 1982).

Por otro lado, en un estudio simultáneo realizado en la zona sobre el patrón de distribución espacial y la supervivencia de las semillas de *D. chimantensis*, Londoño (2000) encontró una mayor proporción de semillas sobrevivientes y con potencial de germinación respecto a las depredadas, bajo y en la cercanía de los árboles parentales. Probablemente, como respuesta a la limitada dispersión, las dos especies han desarrollado una mayor capacidad de supervivencia en la cercanía del parental, donde las condiciones ambientales como el drenaje del suelo e intensidad lumínica son más homogéneas y pueden ser más favorables para la supervivencia de plántulas y juveniles (Hubbell 1980, Forget *et al.* 1999, Bustamente & Simonetti 2000). Sería importante evaluar la dispersión secundaria y los eventos post-dispersión, con el fin de establecer el éxito de establecimiento de las semillas dispersadas y de las no dispersadas (Schupp 1993), y si la estacionalidad de la fructificación incide en el éxito de la germinación de las semillas de estas especies.

Si bien es necesario correlacionar la actividad frugívora y la dispersión de las semillas con el patrón espacial de distribución de las plántulas y los adultos (Janzen 1970, Connell 1971, Hubbell 1979, Bleher & Böhning-Gaese 2001), creemos que uno de los factores que estaría generando los patrones agregados de distribución de *D.*

chimantensis y *P. paniculatum* (Parrado-Rosselli datos no publ.) en el área de estudio, es la baja dispersión diurna de sus semillas; en donde las semillas que permanecen en la cercanía de los parentales, estarían enriqueciendo el parche actual, mientras que las pocas semillas que logran alejarse del parental estarían iniciando un nuevo parche en otro sitio del bosque.

Aunque, en general, el tamaño de muestra (N) utilizado es pequeño como para sacar conclusiones contundentes, el número de horas de observación, así como otros hechos biológicos respaldan nuestros hallazgos. Investigaciones a largo plazo sobre los estadios posteriores de la dispersión primaria deberían ser el foco de futuros estudios. Entonces, si la dispersión de semillas modela la estructura de la población de dichas especies en esta zona de la amazonia, se esperaría encontrar una clara correlación entre la sombra de semillas y plántulas y la distribución espacial de los adultos (Parrado-Rosselli datos no publ.).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Fundación Tropenbos Colombia por la financiación de este trabajo y a su equipo por el apoyo logístico. A la comunidad indígena Nonuya de Peña Roja por su cooperación, asistencia y hospitalidad durante toda la fase de campo. Al Herbario Amazónico Colombiano (COAH) por la colaboración en la determinación de las muestras botánicas. A dos evaluadores anónimos quienes revisaron el manuscrito e hicieron importantes sugerencias. A Sergio Córdoba, Hernando Orozco, Orlando Vargas, y María Victoria Arbeláez por revisiones y comentarios a versiones previas de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

BLAKE, J.G., B.A. LOISELLE, T.C. MOERMOND, D.J. LEVEY, AND J.S. DENSLOW. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. Págs. 73 – 79 en: M. Morrison, J. Ralph, J. Verner, and J. Jehl (Eds.) Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology No 13. Cooper Ornithological Society, Kansas.

BLEHER, B & K. BÖHNING-GAESE. 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial patterns of seedlings and trees. Oecologia 129: 385-394.

BÖHNING-GAESE, K., B.H. GAESE & S.B. RABEMANANTSOA. 1995. Seed dispersal by frugivorous tree visitors in Malagasy tree species *Commiphora guillaumini*. Ecotropica 1: 41-50.

BÖHNING-GAESE, K., B.H. GAESE & S.B. RABEMANANTSOA. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. Ecology 80: 821-832.

BROOKS, D.M., R.E. BODMER, S. MATOLA. 1997. Tapirs status survey and conservation action plan. IUCN Tapirs Specialist Group. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge (UK).

BUSTAMANTE, R.O. & J.A. SIMONETTI. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. Plant Ecology 147: 173-183.

CASTAÑO, N. 2003. Estimación de la oferta de frutos en el gradiente vertical de un bosque de tierra firme del Medio Río Caquetá, Amazonia colombiana. Trabajo de grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

CHAPMAN, C., L.J. CHAPMAN, R. WANGHAM, K. HUNT, D. GEBO, AND L. GARDNER. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. Biotropica 24: 527 - 531.

CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. Págs. 298 - 312. en: P.J. Den Boer & G. R. Gradwell (eds.). Dynamics of Populations. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

CUADROS, T. 1993. Distribución ecológica de la avifauna de Araracuara (Amazonas). Revista de ICNE 4: 15-30

DEFLER, T. R. & S.B. DEFLER. 1996. Diet of a group of *Lagotrix lagothricha lagotricha* in southeastern Colombia. International Journal of Primatology 17: 161-1900.

DUIVENVOORDEN, J.F. & J.M. LIPS. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Estudios en la amazonia colombiana. III A-III B. Tropenbos-Colombia, Bogotá.

EMMONS, L.H. & F. FEER. 1990. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. University of Chicago Press, Chicago.

FLEMING, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food?. American Zoologist 19: 1157-1172.

FORGET, P.M., F. MERCIER & F. COLLINET. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. Journal of Tropical Ecology 15: 301-313.

FOSTER R.B., J. ARCE & T. WATCHER. 1986. Dispersal and sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. Págs. 348-369 en: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

FRANKIE, G.W., H.G. BAKER & P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 62: 881-919.

GAUTIER-HION, A. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African Tropical rain forest. Págs. 219-245 en: K.S. Bawa & M. Hadley (eds.). Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Man and the Biosphere Series: v.7. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris.

GAUTIER-HION, A., J.M. DUPLANTIER, R. QURIS, F. FEER, C. SOURD, J.P. DECOUX, G. DUBOST, L. EMMONS, C. ERARD, P. HECKETSWEILLER, A. MOUNGAZI, C. ROUSSILHON, & J.M. THIOLLAY. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia 65: 324-337.

GARWOOD, N. C. 1982. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. Págs. 243-255 en: E. G. Leigh, A. S., Rand & D. W, Windsor (eds). Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Washington D. C. Smithsonian Institution Press.

GENTRY, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Evol. Biol. 15: 1-84.

HEITHAUS, E.R., T.H. FLEMING & P.A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology 56: 841-854.

HILTY, S.L. & W.L. BROWN. 1986. A Guide to the Birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton.

HOLDRIDGE, L.R., W.C. GRENKE, W.H. HATHEWAY, T. LIANG & J.A. TOSI. 1971. Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, Oxford.

HOWE, H. F. 1982. Producción de frutos y actividad animal en dos árboles tropicales. Págs. 259-269 en: E.G. Leigh, A. S. Rand & D. M. Windsor (eds.). Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. Segunda Edición en Español, Editorial Presencia, Bogotá.

HOWE, H.F. & G.F. ESTABROOK. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. The American Naturalist 111: 817-832.

HOWE, H. F, & J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 201-228.

HOWE, H.F. & L.C. WESTLEY. 1988. Mechanics and ecology of mutualism. Págs. 107-160 en: H. F. Howe, & L. C. Westley (eds.).

Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, Oxford.

HUBBELL, S. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. Science 203: 1299-1309.

HUBBELL, S. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. Oikos 35: 214 - 229.

JANZEN, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. The American Naturalist 104: 501 -528.

JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. Págs. 105-156 en: M. Fenner, M. (ed.). Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB International, Wallingford.

JORDANO, P. & E. SCHUPP. 2000. Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. Ecological monographs 70: 591-615.

KORINE, C., E. K. KALKO & E.A. HERRE. 2000. Fruit characteristic and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. Oecologia 123: 560-568.

KREBS, C, J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row Publishers, New York.

LOISELLE, B.A. & J.G. BLAKE. 1999. Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. Ecology 80: 330-336.

LONDOÑO, C. 2000. Efecto de la distancia y la densidad en la predación y la remoción de semillas de *Dacryodes chimantensis* (Burseraceae) en la Amazonia colombiana. Trabajo de grado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

MARTIN, P & P. BATESON. 1986. Measuring Behavior: An Introductory Guide. Cambridge University Press, Cambridge.

MILLER, B.W. & C.M. MILLER. 2003. Results of a preliminary survey of the bats of the Mayflower-Bocawina National Park. Report Wildlife Conservation Society, Belize.

MUNN, C. A. & B. LOISELLE, 1995. Canopy access techniques and their importance for the study of tropical forest canopy birds, págs 165-177 en: Lowman, M & N. M. Nadkarni (eds.) Forest Canopies. Academic Press, San Diego.

NATHAN, R. & H. MULLER-LANDAU. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends and Ecology and Evolution 15: 278-285.

PARRADO-ROSSELLI, A., J. CAVELIER & A. VAN DULMEN. 2002. Effect of fruit size on primary seed dispersal of five canopy tree species of the Colombian Amazon. Selbyana 23: 245-257.

PRIETO, T. 2001. Estudio de la oferta de frutos en un bosque de tierra firme por medio de trampas de frutos y observación desde el dosel en la amazonia colombiana. Trabajo de grado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

ROLDÁN, A.I & J. A. SIMONETTI. 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forest with different hunting pressures. Conservation Biology 5:617-623

SARMIENTO, A.M. 1998. Composición y distribución de la fauna silvestre utilizada para cacería en la comunidad indígena Andoque y el asentamiento de Puerto Santander Araracuara, medio río Caquetá. Amazonia colombiana. Tesis de pregrado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. Vegetatio 107/108: 15-29.

SNOW, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194-202.

SNOW, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. Biotropica 13: 1-14.

STEVENSON, P.R., M.C. CASTELLANOS, J.C. PIZARRO & M. GARAVITO. 2002. Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. International Journal of Primatology 23: 1187-1204

STEVENSON, P.R., M.J. QUIÑONEZ & M.C. CASTELLANOS. 2000. Guía de frutos de los bosques del río Duda, La Macarena, Colombia. IUCN, Bogotá.

VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin Tercera edición.

WENNY, D. G. 2000a. Seed dispersal of a high quality fruit by specialized frugivores: high quality dispersal? Biotropica 32: 327-337.

WENNY, D. G. 2000b. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. Ecological Monographs 70: 331-351.

WINTERHALDER, B. & F. LU. 1997. A forager-resource population ecology model and implications for Indigenous conservation. Conservation Biology 11: 1354-1364.

ZHANG, S., AND L. WANG. 1995. Comparison of three fruit census methods in French Guiana. J. Trop. Ecol. 11: 281 - 294.

ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analisis. Segunda edición, Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

Recibido: 18/04/2003
Aceptado: 11/12/2003